

γ -氨基丁酸 (GABA) 种子引发缓解辣椒盐胁迫的效果及生理生化变化

林欣琪, 魏茜雅, 梁腊梅, 秦中维, 李映志*

(广东海洋大学滨海农业学院, 广东湛江 524088)

摘要: 种子引发是提高作物生长期耐盐性的有效方法, 而 γ -氨基丁酸 (GABA) 种子引发对辣椒 (*Capsicum annuum*) 耐盐性的效果和作用机制还不清楚。该研究以“茂蔬 360”朝天椒为材料, 分析了不同浓度 γ -氨基丁酸 (0、1.0、2.0、4.0、6.0、8.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 种子引发对 4~6 叶期 100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下的植株生物量、渗透调节物质、抗氧化能力、光合作用系统及钾钠离子吸收的影响。结果表明: (1) 种子引发能显著增加盐胁迫下辣椒植株的生物量, 以 6.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 引发处理的效果最佳。(2) 种子引发处理增加了盐胁迫下植株的可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量, 同时 $\cdot\text{O}_2$ 和 MDA 含量下降, 抗氧化酶 (SOD、POD、CAT 及 APX) 活性增强, 叶片叶绿素含量增加, 叶片叶绿素荧光参数受胁迫影响程度低, 叶绿素荧光指标包括 F_v'/F_m' 、 qP_{Lss} 、 QY_{Lss} 、 NPQ_{Lss} 和 Rfd 均有所上升。根、茎中的 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 比值下降。(3) 灰色关联度分析表明, GABA 种子引发主要通过提高 POD、CAT 活性和渗透调节物质含量来缓解盐胁迫对辣椒植株的伤害。综上所述, 6.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 种子引发可有效提高辣椒苗期的耐盐性, 其作用机制可能是提高了盐胁迫下辣椒植株的抗氧化能力和渗透调节能力。

关键词: γ -氨基丁酸 (GABA), 辣椒, 种子引发, 耐盐性, 灰色关联度分析

中图分类号: Q945

文献标志码: A

Effects of GABA seed priming on alleviating salt stress and physiological and biochemical changes in *Capsicum annuum*

LIN Xinqi, WEI Qianya, LIANG Lamei, QIN Zhongwei, LI Yingzhi*

(College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, Guangdong, China)

Abstract: Seed priming is proved to be an efficient way to improve crop salt tolerance, which is a measure of pre-treating seed with various agents while obtaining enhancement to crop performance at growing stage. Gamma amino butyric acid (GABA) is a non-protein amino acid involved in various metabolic processes, and partially protects plants from environmental stress. Enhancing effects of GABA priming on germination characteristics and abiotic stress have been established in several crops. However, effects and its mechanisms of GABA seed priming on salt tolerance of pepper (*Capsicum annuum*) are still unknown. In this study, a hybrid pepper variety of “Maoshu 360” Chaotian Pepper was used as material, the effects of seed priming with various concentrations of GABA (0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 1.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 2.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 4.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 6.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 8.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) on plant biomass, leaf osmotic regulating substance, leaf antioxidant capacity, leaf photosynthesis system, potassium and sodium uptake and distribution between leaf and shoot of pepper plants under 100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl stress applied at 4-6 leaf stage

基金项目: 广东省科技厅科技计划项目 (2016A020210116, 2012A020602051); 广东海洋大学创新强校项目 (GDOU2013050217, GDOU2016050256) [Science and Technology Plan Project of Guangdong Provincial Department of Science and Technology (2016A020210116, 2012A020602051); The Guangdong Ocean University Innovation Project (GDOU2013050217, GDOU2016050256)].

第一作者: 林欣琪 (1997-), 硕士研究生, 研究方向为热带园艺作物栽培生理, (E-mail) 13411952564@163.com。

***通讯作者:** 李映志, 博士, 教授, 研究方向为热带园艺植物栽培与育种, (E-mail) liyz@gdou.edu.cn。

were investigated. The results were as follows: (1) From the point of plant growth under salt stress, the best concentration of GABA for seed priming of pepper was $6.0 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, which greatly boosted the biomass of pepper plants under salt stress. (2) The mechanisms of GABA seed priming promoting salt tolerance of pepper were further analyzed. Seed priming increased the leaf contents of soluble sugar, soluble protein, chlorophyll and proline, decreased the leaf contents of $\cdot\text{O}_2^-$ and malondialdehyde (MDA), and enhanced the leaf activities of antioxidant enzymes, including super oxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX), raised several chlorophyll fluorescence metrics, including F_v'/F_m' , qP_{Lss} , QY_{Lss} , NPQ_{Lss} and Rfd , reduced the K^+ content and K^+/Na^+ ratio in roots and stems. (3) For a comprehensive understanding of the mechanisms of GABA seed priming promoting salt tolerance of pepper, a grey correlation analysis were carried out. Based on results of grey correlation analysis, seed priming with GABA significantly alleviated salt stress to pepper plants by boosting the activities of the antioxidant enzymes POD and CAT as well as increasing the levels of osmotic regulators. In conclusion, seed priming with $6.0 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA significantly increased salt tolerance of pepper seedlings, probably by improving antioxidant and osmotic regulating capacities of pepper plants.

Key words: γ -Aminobutyric Acid (GABA), pepper, seed priming, salt tolerance, grey correlation analysis

近年来,全球已有 $1.1\times 10^9 \text{ hm}^2$ 陆地表面受到盐渍化的影响,我国盐渍土总面积达 $3.69\times 10^7 \text{ hm}^2$,盐渍化已成为农业可持续生产的重要障碍(杨劲松等,2022)。土壤盐分作为一种非生物胁迫因子主要通过降低种子萌发率、影响植株活力、细胞离子稳态和代谢途径进而对作物产量产生不利影响(Shabala et al., 2016; Elbadri et al., 2021)。辣椒(*Capsicum annuum*)是重要的茄果类蔬菜,在我国的种植面积超过 210 万 hm^2 (邹学校等,2020)。辣椒对盐度敏感或中等敏感,生长发育过程中受到的盐胁迫会导致产量降低和果实品质下降(胡华冉等,2022)。

国内外学者对盐逆境的作用机制进行了广泛研究,目前主要认为盐分会直接或间接地引起活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的过量积累和氧化胁迫(Abdel & He, 2014),造成离子毒性和营养失衡,限制水分吸收、降低光合效率,最终导致生长发育不良或植株死亡(Cuartero et al., 2006; Afzal et al., 2008; Nouman et al., 2014)。植物可采用多种机制应对盐胁迫,如调节气孔、维持细胞膜的完整性、改变激素平衡、激活抗氧化系统、调节渗透势以及排斥有毒离子等(Neto et al., 2005; Abdel et al., 2019)。

种子引发是一种新兴的、提高植株生长发育期逆境抗性的种子处理技术,其作用机制目前还不完全清楚,可能是通过控制种子的有限活化或逆境驯化,改变基因的表达模式,使之处于耐受逆境的准备状态(李洁等,2016)。种子引发可激活应激反应系统,使种子在暴露于未来的胁迫下时,具有“交叉耐受性”(Bhanuprakash & Yogeesh, 2016)。目前,种子引发作为一种实用、经济、低风险、无生物安全风险的栽培措施,不仅能够改善逆境下种子的萌发和出苗(Migahid et al., 2019),而且可通过记忆效应提高植株生长发育期的逆境抗性,这种记忆效应甚至可遗传(Margarete et al., 2019)。

γ -氨基丁酸(γ -Aminobutyric Acid, GABA)是一种非蛋白四碳氨基酸,由谷氨酸脱羧或二胺氧化酶降解多胺产生的新型植物生长调节物质(Wang et al., 2014)。在植株逆境胁迫时,GABA可在细胞中快速积累,通过提高抗氧化应激反应,调节碳氮代谢和细胞质 pH 值,以及参与渗透调节和信号转导等途径提高植株对逆境的适应能力(贾琰等,2014;张海龙等,2020)。在盐胁迫中,GABA可作为信号物质或临时氮库,通过调节植株的抗氧化能力和改善叶片光合特性,对植物的耐盐性产生重要影响(Li et al., 2016; Ramesh et al., 2017; Kaspal et al., 2021)。

本研究以种子引发和辣椒耐盐性为研究区域,采用生物量和生理生化分析方法,通过研究 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株生长和生理生化影响,拟探讨以下问题:(1) GABA 种子引发处理对辣椒植株耐盐性的影响;(2) GABA 种子引发处理提高辣椒植株耐盐性的最佳处理浓度;(3) GABA 种子引发处理提高辣椒植株耐盐性的作用机制。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

供试材料为“茂蔬 360”朝天椒, γ -氨基丁酸 (GABA) 购于上海生工。

1.1.1 种子引发处理

γ -氨基丁酸 (GABA) 引发处理设置 0 (蒸馏水, T_0)、1.0 (T_1)、2.0 (T_2)、4.0 (T_4)、6.0 (T_6)、8.0 (T_8) $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 6 个浓度。选取大小一致、籽粒饱满的辣椒种子 1.8 g (约 100 粒) 置于不同浓度的 GABA 溶液中, 种子质量 (g) 与溶液体积 (mL) 比为 1:5 (吴凌云等, 2017), 在 20 °C 黑暗条件下引发 24 h。引发结束后, 用蒸馏水洗净种子残余 GABA, 吸干表面水分, 置于鼓风干燥箱 28 °C 回干至原始质量。重复 3 次。

1.1.2 盐胁迫处理

将引发和未引发种子在正常基质内催芽后, 播种至 15 孔盘穴中, 正常管理, 以未进行种子引发处理的植株为对照 (CK)。待植株长至 4~6 叶时, 每两天每株用 50 mL NaCl 溶液 (100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) 浇灌, 14 d 后取样分析。每处理 20 株, 重复 3 次。

1.2 分析测定

1.2.1 植株生长情况

每个处理随机选取 5 株辣椒植株, 测定每株植株的株高以及根、茎和叶的鲜重及干重。

1.2.2 酶活性及代谢物质含量的测定

每处理随机选取 5 株, 取植株上部完全展开叶用于分析。可溶性蛋白含量的测定参考 Bradford (1976) 的方法; 采用李合生 (2012) 的蒽酮比色法测定可溶性糖含量、硫代巴比妥酸法测定丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量; 抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX, $\text{U}\cdot(\text{g}\cdot\text{min})^{-1}\text{FW}$) 参照 Nakano 和 Asada (1981) 的方法; 按杨颖丽等 (2018) 的方法测定还原型抗坏血酸 (ascorbic acid, ASA)、脱氢抗坏血酸 (dehydroascorbate, DHA) 含量。脯氨酸 (proline, Pro)、过氧化氢 (hydrogen peroxide, H_2O_2)、超氧阴离子 (superoxide anion, O_2^-) 的含量和超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD, $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)、过氧化物酶 (peroxidase, POD, $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)、过氧化氢酶 (catalase, CAT, $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)、谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR, $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) 酶活性均采用试剂盒法 (索莱宝科技有限公司), 酶活性 U 指在最适条件下每分钟催化 1 微摩尔底物转化的酶量。

1.2.3 叶绿素含量的测定

每处理随机选取 5 株, 选距生长点第 2~5 片完全展开叶, 使用 SPAD-502 仪 (柯尼卡美能达) 测定叶绿素含量 (Wakiyama, 2016)。

1.2.4 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数采用 FluorPen 叶绿素荧光分析仪 (Czech Republic, Photon Systems Instruments), 每处理随机选择 6 株, 每株选取植株顶端完全展开叶片测定 F_v/F_m 值, 植株暗室放置 20 min 后, 测定其他叶绿素荧光参数值潜在最大量子产量 (F_v'/F_m')、稳态光化学淬灭 (qP_{Lss})、稳态非光化学淬灭 (NPQ_{Lss})、稳态光量子效率 (QY_{Lss}) 和荧光衰减率 (Rfd)。

1.2.5 Na^+ 、 K^+ 含量测定

每处理随机选取 5 株, 蒸馏水清洗后, 分别取根、茎、叶, 烘干后, 用于分析。采用浓硫酸- H_2O_2 消煮法 (鲍士旦, 2000) 消解干样, 滤液采用火焰原子吸收法 (鲍士旦, 2000) 测定钾离子、钠离子含量。

1.3 数据分析

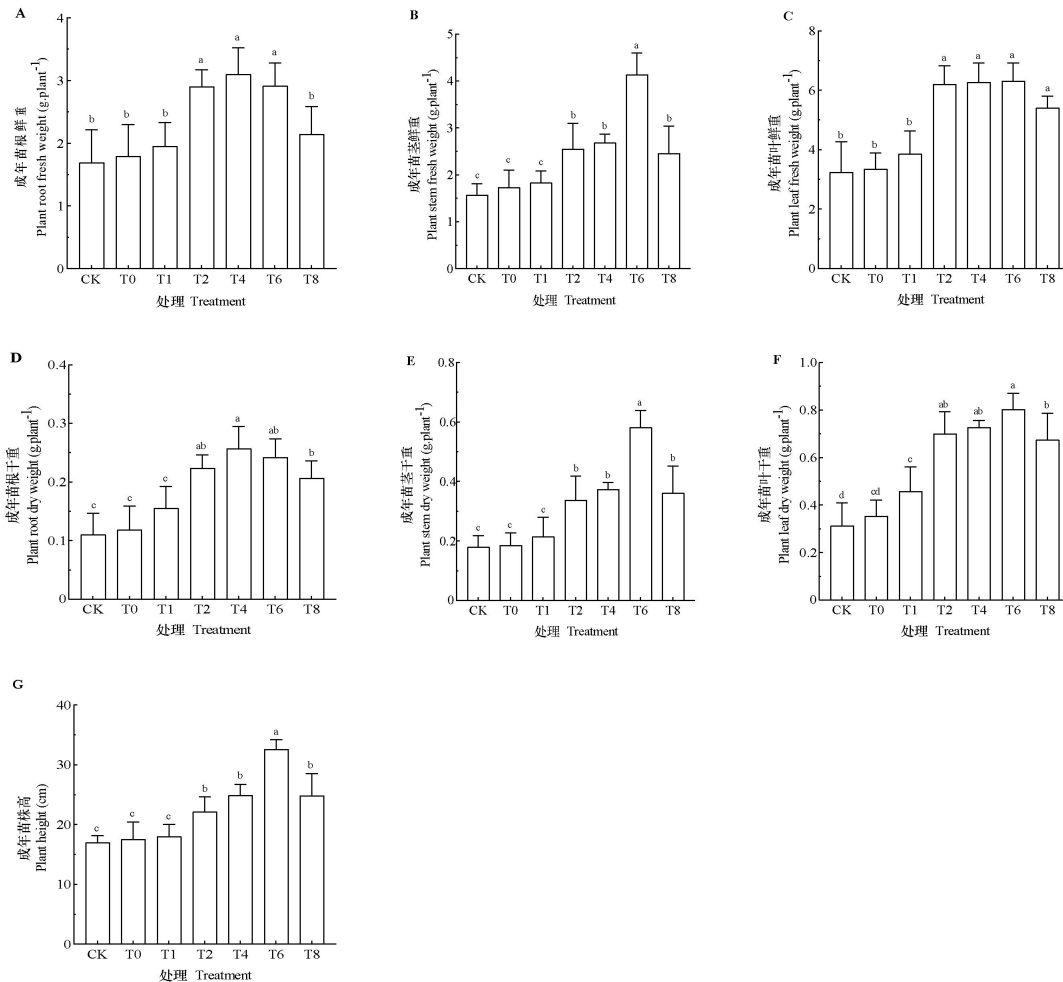
在 Excel 2019 软件中进行数据常规处理, 用 SPSS 25.0 对数据进行单因素方差分析, 采用 Duncan's 法进行多重比较, 运用 SPASSAU 进行灰色关联度分析。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒生长的影响

不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株生长的影响见图 1。从图 1 可看出, GABA 种子引发处理可提高辣椒植株的根、茎、叶的鲜重、干重及株高。不同浓度 GABA 种子引发的效果不同, 其中

T₆处理 (6.0 μmol·L⁻¹ GABA) 的效果最佳, 其次为 T₄、T₂处理, 三者除茎干重与株高外无显著差异, 均显著高于未引发处理 (CK)。根、茎、叶鲜重分别比 CK 增加 72.4%、163.9%、94.3%, 根、茎、叶干重分别增加 1.20 倍、2.22 倍、1.56 倍, 株高增高 0.92 倍; 根、茎、叶鲜重分别比蒸馏水处理增加 62.2%、138.5%、88.3%, 根、茎、叶干重分别增加 1.03 倍、2.14 倍、1.28 倍, 株高增高 0.86 倍。表明盐胁迫条件下, GABA 种子引发处理的辣椒植株长势更好, 根、茎、叶生物量积累更多。



不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different letters in the same column represent significant differences ($P < 0.05$). The same below.

图 1 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株根鲜重(A)、茎鲜重(B)、叶鲜重(C)、根干重(D)、茎干重(E)、叶干重(F)和株高(G)的影响

Fig.1 Effects of GABA priming on root fresh weight (A), stem fresh weight (B), leaf fresh weight (C), root dry weight (D), stem dry weight (E), leaf dry weight (F) and plant height (G) of pepper plants under salt stress

2.2 不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株相关酶活性及代谢物质含量的影响

2.2.1 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒叶片可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量的影响

不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株叶片可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量的影响如图 2 所示。从图中可看出, GABA 种子引发处理可不同程度增加盐胁迫下叶片 3 种物质的含量。当 GABA 浓度为 6.0 μmol·L⁻¹ 时达到最大值, 显著高于未引发植株, 可溶性糖含量增加 1.28 倍, 可溶性蛋白含量增加 1.72 倍, 脯氨酸含量增加 1.04 倍; 与蒸馏水处理相比, 可溶性糖含量增加 0.94 倍, 可溶性蛋白含量增加 0.97 倍, 脯氨酸含量增加 0.79 倍。其中 T₄ 处理可溶性糖、可溶性蛋白含量与 T₆ 处理无显著差异, 较降低 0.83%、11.8%, T₆ 处理脯氨酸含量是 T₄ 处理 1.27 倍, 与其他处理组差异显著。表明, GABA 种子引发处理可促进盐胁迫下辣椒植株的生理活动和渗透调节物质的积累。

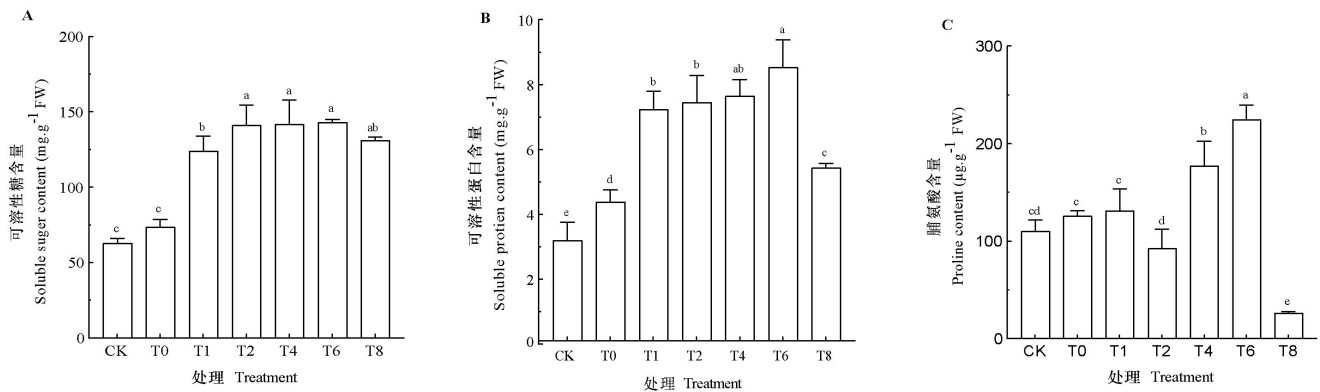


图 2 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片可溶性糖含量 (A)、可溶性蛋白含量 (B) 和脯氨酸含量 (C) 的影响

Fig. 2 Effects of GABA priming on soluble sugar content (A), soluble protein content (B) and proline content (C) in leaves of pepper plants under salt stress

2.2.2 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒叶片 H₂O₂、超氧化物·O₂⁻和 MDA 含量的影响

由图 3 可知,与未进行种子引发的植株相比,GABA 种子引发处理可提高叶片中的 H₂O₂ 含量,降低超氧化物·O₂⁻含量和 MDA 含量。盐胁迫下辣椒植株叶片的 H₂O₂ 含量以 T₆ 处理最高,与其他处理组间存在显著性差异,与未进行种子引发处理的植株相比,增加 2.1 倍,比蒸馏水处理增加 1.04 倍;·O₂⁻、MDA 含量也以 T₆ 处理最低,分别较未引发处理下降 63.6%、73.6%,与蒸馏水处理相比,分别降低 73.0%、68.8%,与 GABA 引发处理组 T₁、T₂、T₄、T₈ 之间无显著性差异。GABA 种子引发处理能有效缓解盐胁迫下辣椒植株叶片的活性氧积累和细胞膜的氧化损伤。

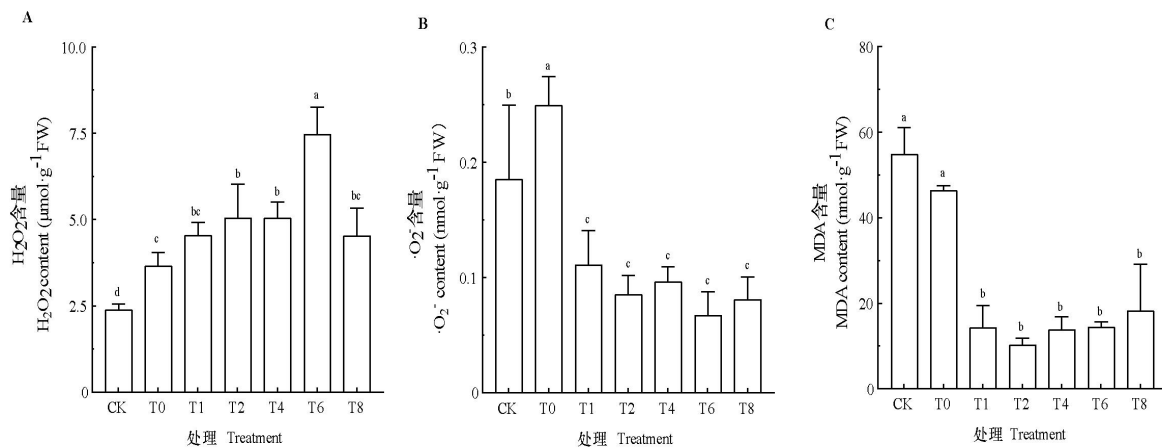


图 3 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片 H₂O₂ 含量 (A)、超氧化物·O₂⁻含量 (B) 和丙二醛含量 (C) 的影响

Fig. 3 Effects of GABA priming on H₂O₂ content (A), ·O₂⁻ content (B) and MDA content (C) in leaves of pepper plants under salt stress

2.2.3 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片 SOD、POD、CAT、APX、GR 酶活性的影响

图 4 所示,盐胁迫下,GABA 种子引发处理可显著提高叶片 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性,均在 6.0 μmol·L⁻¹ GABA 的处理中达到峰值,但对 GR 的活性影响不明显(图 4E)。除 T₄ 处理 POD 活性外,其他 GABA 引发处理 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性与 T₆ 处理间存在显著差异。与未进行种子引发的植株相比,T₆ 处理的 SOD、POD、CAT 及 APX 活性分别增加了 0.44 倍、4.09 倍、7.22 倍及 1.35 倍;与蒸馏水处理间 SOD、POD、CAT 及 APX 活性分别增加了 0.32 倍、3.30 倍、1.13 倍及 1.04 倍。GR 活性在未引发、水引发与 GABA 引发处理间没有规律性差异。GABA 种子引发处理提高了胁迫下辣椒植株叶片由

SOD、POD、CAT、APX 酶介导的抗氧化能力。

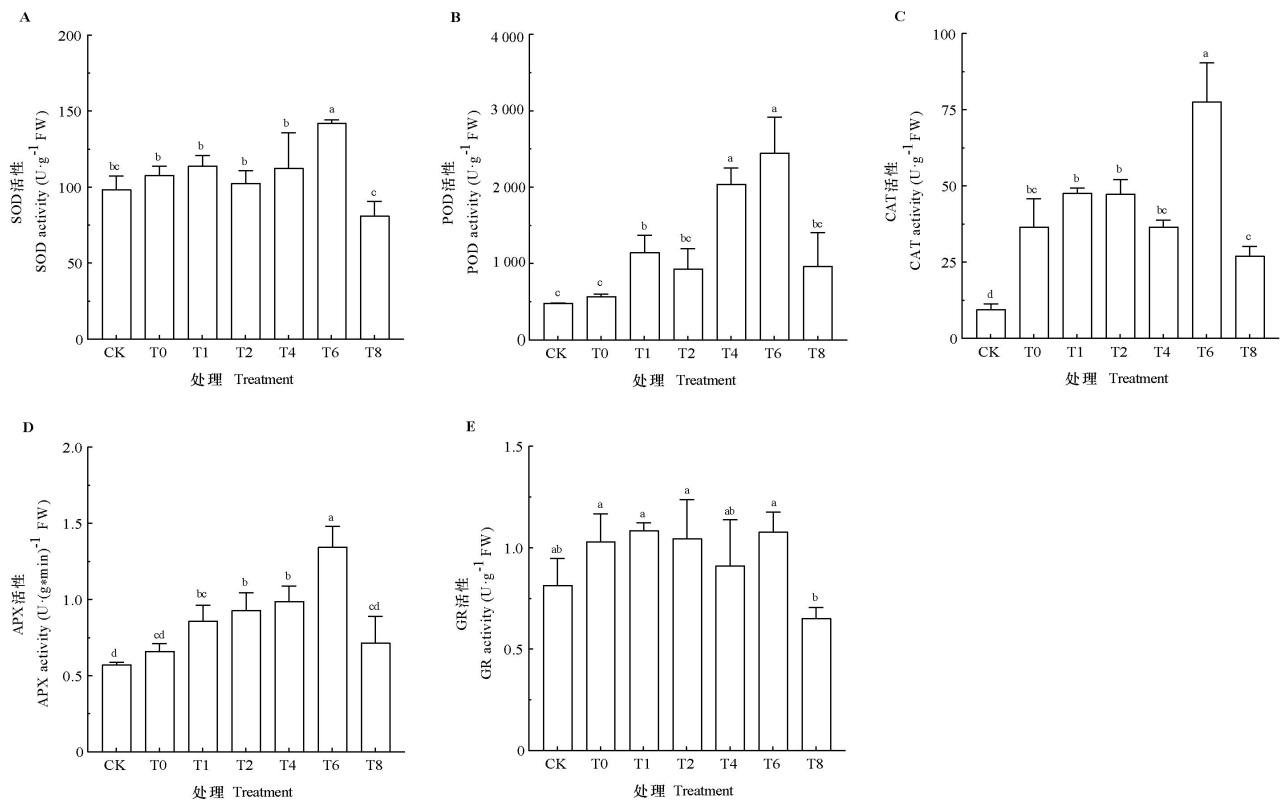


图 4 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片 SOD 活性 (A)、POD 活性 (B)、CAT 活性 (C)、APX 活性 (D) 和 GR 活性 (E) 的影响

Fig.4 Effects of GABA priming on activities of SOD (A), POD (B), CAT (C), APX (D) and GR (E) in leaves of pepper plants under salt stress.

2.2.4 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片 ASA、DHA 含量及两者比值的影响

由图 5 可知, GABA 种子引发处理可提高叶片 ASA 含量和 ASA/DHA 比值, 降低 DHA 含量。其中 ASA 含量以 T₈ 处理最高, 与 T₄ 处理间存在显著性差异, 是 T₄ 处理的 1.40 倍。相比未引发处理的叶片, 增加了 62.3%, 与蒸馏水处理间增加 2.02 倍。GABA 种子引发处理的抗坏血酸 (ASA) 含量高和其氧化产物 (DHA) 含量低, 表明引发处理后的叶片抗氧化能力增强或自由基胁迫较低。

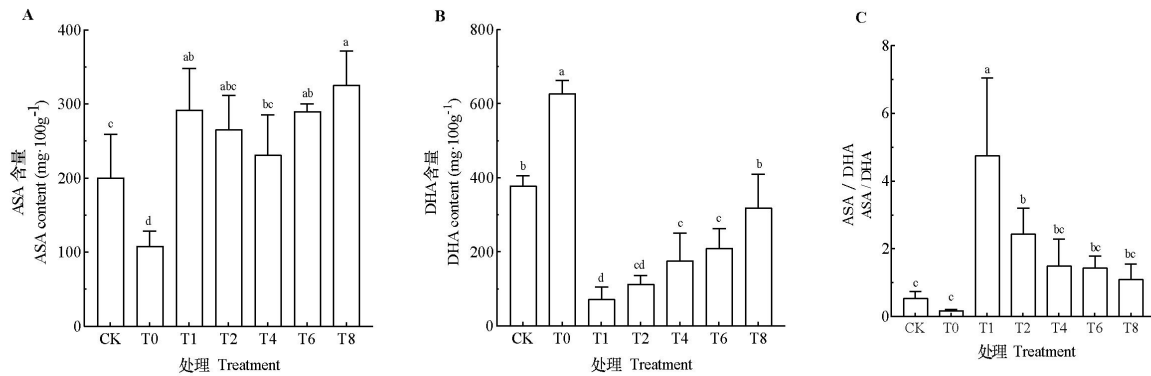


图 5 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片还原型抗坏血酸 ASA 含量 (A)、脱氢抗坏血酸 DHA 含量 (B) 和 ASA/DHA (C) 的变化

Fig. 5 Effects of GABA priming on content of ASA (A), DHA (B) and ASA/DHA (C) in leaves of pepper plants under salt stress

2.3 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素含量的影响

不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素含量的变化见图 6。从图中可看出, 只有 6.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 种子引发的叶片叶绿素含量与未引发、水引发处理间有显著差异, 含量提高了 8.78%、8.41%; 当 GABA 浓度达到 8.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 与 T₀ 处理存在显著差异, 降低了 16.0%。说明适当浓度的 GABA 引发处理能缓解盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素的降解。

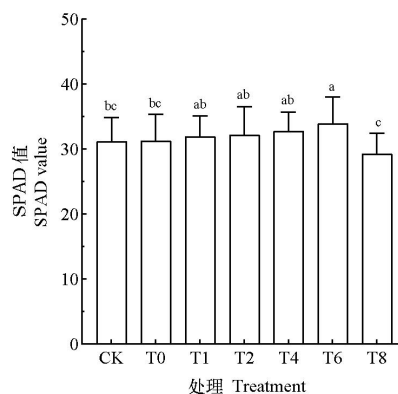


图 6 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素含量的影响

Fig. 6 Effects of GABA priming on chlorophyll content in leaves of pepper plants under salt stress

2.4 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素荧光特性的影响

不同浓度 GABA 引发处理对盐胁迫下辣椒植株叶片叶绿素荧光特性的影响如图 7 所示。与未引发、水引发处理相比, GABA 种子引发处理的叶片 Fo 值下降, Fv/Fm 值无显著差异, Fv' /Fm'、qP_Lss、NPQ_Lss、QY_Lss 和 Rfd 均显著上升。与未引发相比, T₆ 处理的 Fo 值最低, 降低 5.04%; Fv' /Fm'、qP_Lss、NPQ_Lss、QY_Lss 和 Rfd 值最高, 分别增加 10.5%、22.3%、40.0%、14.5% 和 36.1%; 相较水引发处理, Fo 下降 14.6%, Fv' /Fm'、qP_Lss、NPQ_Lss、QY_Lss 和 Rfd 值分别增加了 5.47%、29.5%、10.4%、26.0% 和 27.0%。表明 GABA 种子引发处理能使光合系统保持相对稳定的状态, 促进光合作用的正常进行。

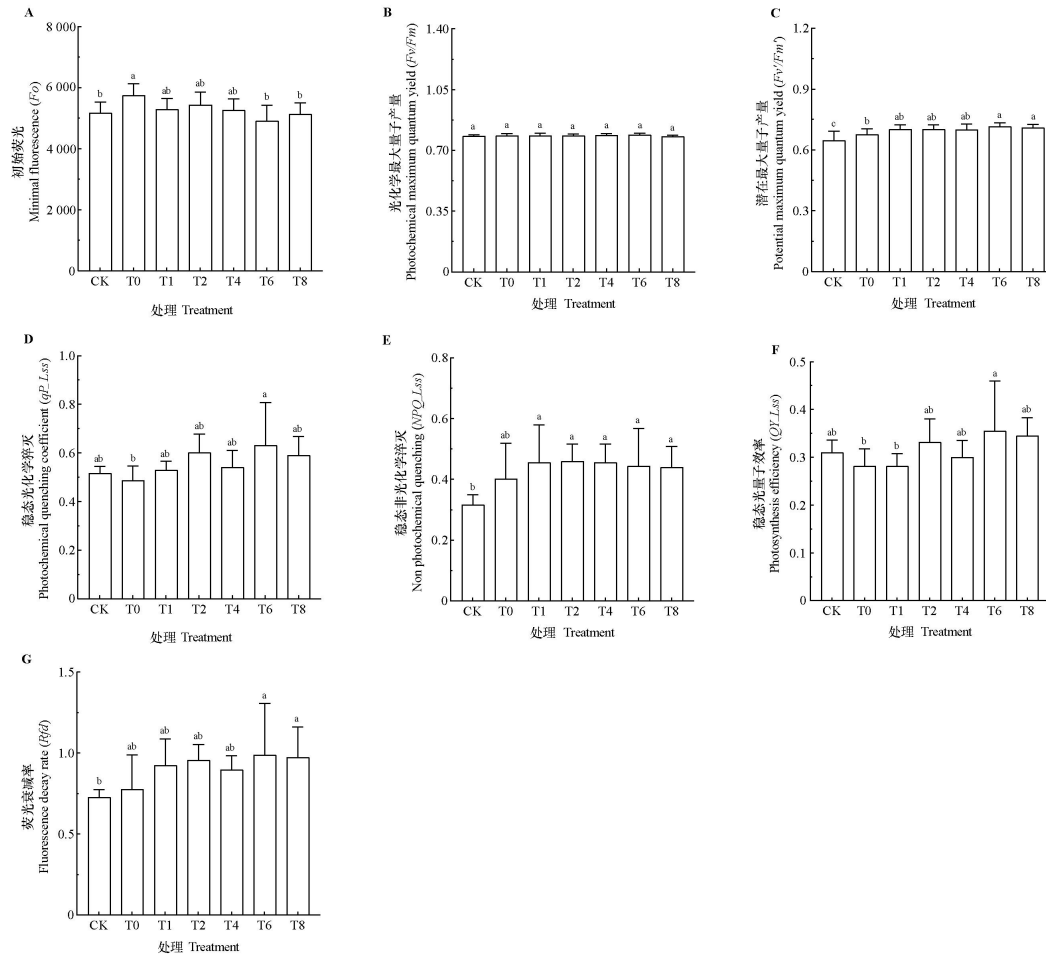


图 7 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株叶片初始荧光 F_0 (A)、光化学最大量子产量 F_v/F_m (B)、潜在最大量子产量 F_v'/F_m' (C)、稳态光化学淬灭 qP_{Lss} (D)、稳态非光化学淬灭 NPQ_{Lss} (E)、稳态光量子效率 QY_{Lss} (F) 和荧光衰减率 Rfd (G) 的影响

Fig. 7 Effects of GABA priming on F_0 (A), F_v/F_m (B), F_v'/F_m' (C), qP_{Lss} (D), NPQ_{Lss} (E), QY_{Lss} (F) and Rfd (G) in leaves of pepper plant under salt stress

2.5 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株 Na^+ 、 K^+ 含量及 K^+/Na^+ 比值的影响

不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒根、茎和叶片钾、钠离子含量的影响见图 8。从图上可看出，辣椒植株的根、茎、叶的钾离子含量依次增加； Na^+ 含量在根、茎、叶间无显著差异。GABA 种子引发处理可降低根和茎中的 K^+ 含量，对叶片中的 K^+ 含量无显著影响；对根中 Na^+ 含量无显著影响，部分处理可提高茎和叶中 Na^+ 含量（分别为 T_0 和 T_8 处理）； T_1 处理降低了根和茎的 K^+/Na^+ 比值，对叶片的 K^+/Na^+ 比值无显著影响。

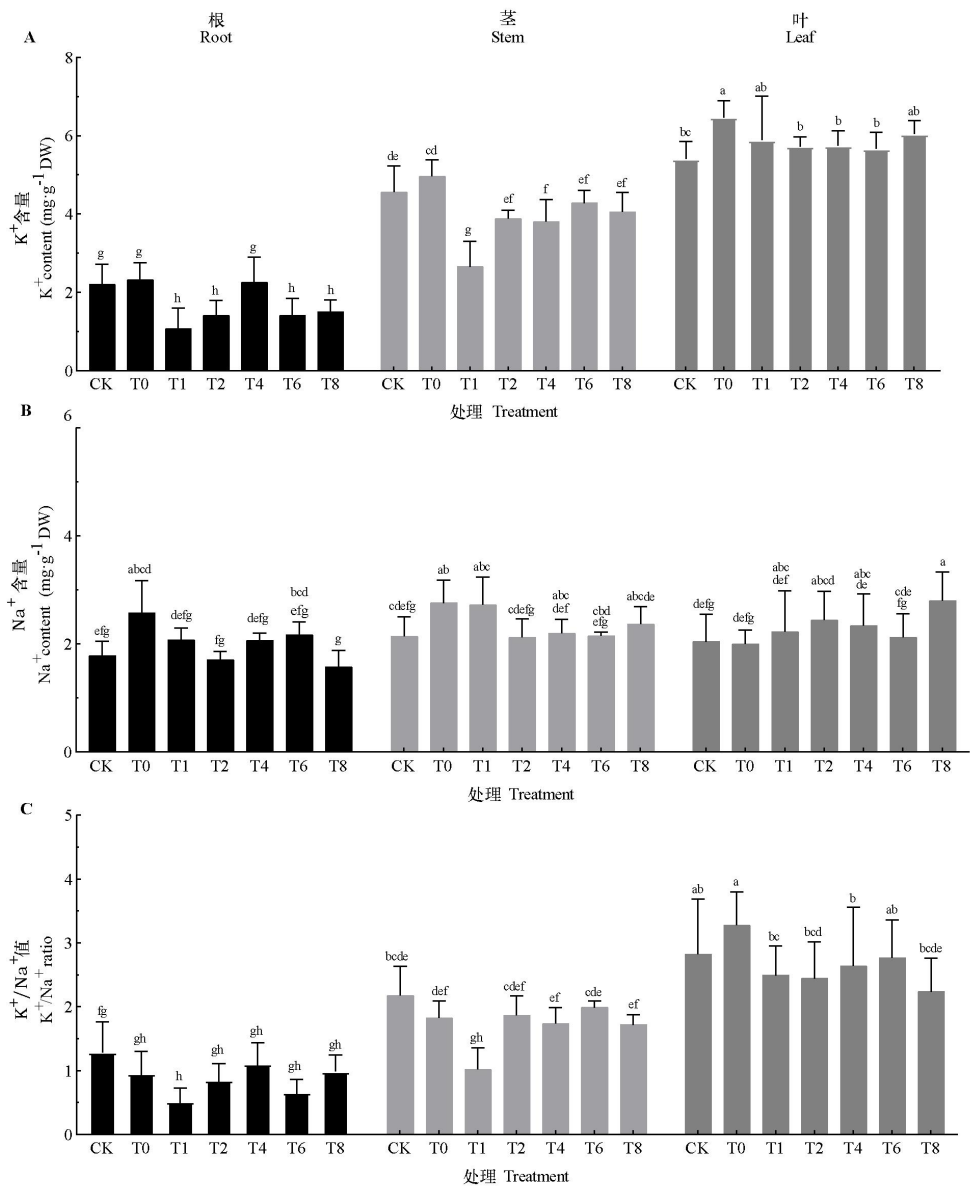


图 8 不同浓度 GABA 种子引发对盐胁迫下辣椒植株 K⁺含量 (A)、Na⁺含量 (B) 和 K⁺/Na⁺比值 (C) 的变化

Fig. 8 Effects of GABA priming on K⁺ content (A), Na⁺ content (B) and K⁺/Na⁺ (C) in leaves of pepper plants under salt stress

2.6 不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株生理指标的灰色关联度分析

将 38 个生理指标看作一个灰色系统，其中不同处理作为参考序列，生理指标作为比较序列，使用初值化量纲处理方式，综合分析两者的关联度。由表 1 可看出，关联度值介于 0.556~0.755，该值越大表示评价项与“参考值”相关性越强。其中 POD 活性的综合评价最高（关联度为 0.755），其次为 CAT 活性（关联度为 0.692）和可溶性蛋白含量（关联度为 0.688）。说明 GABA 种子引发处理主要通过增加 POD、CAT 活性和可溶性蛋白含量等途径来缓解盐胁迫对辣椒植株的伤害。

表 1 不同浓度 GABA 种子引发处理对盐胁迫下辣椒植株生理指标的灰色关联度分析

Table 1 Grey correlation analysis of physiological characters of pepper plants under salt stress primed with different GABA concentrations

指标	关联度	排名
Index	Correlation	Rank

根鲜重 Root fresh weight	0.622	14
茎鲜重 Stem fresh weight	0.631	10
叶鲜重 Leaf fresh weight	0.630	12
根干重 Root dry weight	0.647	8
茎干重 Stem dry weight	0.647	7
叶干重 Leaf dry weight	0.658	6
株高 Height	0.613	15
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.666	5
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.688	3
脯氨酸含量 Proline content	0.608	19
过氧化氢含量 H ₂ O ₂ content	0.679	4
超氧化物含量 Superoxide content	0.579	34
丙二醛含量 MDA content	0.556	38
SOD 活性 SOD activity	0.602	22
POD 活性 POD activity	0.755	1
CAT 活性 CAT activity	0.692	2
APX 活性 APX activity	0.634	9
GR 活性 GR activity	0.612	16
ASA 含量 ASA content	0.603	21
DHA 含量 DHA content	0.585	32
ASA/DHA ASA/DHA	0.631	11
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.595	28
初始荧光 Fo	0.597	27
光化学最大量子产量 Fv/Fm	0.593	29
潜在最大量子产量 Fv' /Fm'	0.599	25
稳态光化学淬灭 qP_Lss	0.597	26
稳态非光化学淬灭 NPQ_Lss	0.623	13
稳态光量子效率 QY_Lss	0.592	31
荧光衰减率 Rfd	0.610	17
根 K ⁺ 含量 K ⁺ content in roots	0.579	35
茎 K ⁺ 含量 K ⁺ content in stem	0.585	33
叶 K ⁺ 含量 K ⁺ content in leaves	0.602	23

根 Na ⁺ 含量 Na ⁺ content in roots	0.610	18
茎 Na ⁺ 含量 Na ⁺ content in stem	0.606	20
叶 Na ⁺ 含量 Na ⁺ content in leaves	0.600	24
根 K ⁺ /Na ⁺ K ⁺ /Na ⁺ in roots	0.569	37
茎 K ⁺ /Na ⁺ K ⁺ /Na ⁺ in stem	0.576	36
叶 K ⁺ /Na ⁺ K ⁺ /Na ⁺ in leaves	0.592	30

3 讨论与结论

很多作物上的研究表明，种子引发处理可提高作物在生长发育期对盐胁迫的耐受性（Chen et al., 2021; Zafar et al., 2022; Adhikari et al., 2022）。在辣椒中，KCl、过氧化氢、5-氨基乙酰丙酸等被用于种子引发处理来提高生长发育期植株对干旱、盐碱或低温的耐受性（Korkmaz & Korkmaz, 2009; Rinez et al., 2018; Gammoudi et al., 2020; Solichatun et al., 2022;）。GABA 被认为是一种与植物逆境适应有关的新植物生长调节物质（贾琰等, 2014; 张海龙等, 2020）。GABA 用于白三叶草(*Trifolium repens*)、黑胡椒(*Piper nigrum*)种子引发处理时，可提高其在水分或渗透胁迫下的生物量（Vijayakumari & Puthur, 2016; Zhou et al., 2021）。将 GABA 添加在水培营养液中可促进盐胁迫下玉米幼苗的生长，提高株高和根、茎、叶的鲜重和干重（王泳超, 2016）；能促进盐胁迫下番茄(*Lycopersicon esculentum*)根、茎和叶的生长（罗黄颖等, 2011）。GABA 种子引发处理在辣椒上的应用还未见报道。本研究表明，不同浓度的 GABA 种子引发处理能有效地改善盐胁迫下辣椒植株的生长状况，增加株高以及根、茎、叶的鲜重和干重，以 6.0 μmol·L⁻¹ GABA（T₆）种子引发处理的效果最好。

渗透胁迫是作物处于盐胁迫时的最直接反应，表现为作物吸水能力下降，叶片萎蔫。可溶性糖和可溶性蛋白既是植株生理活动的反映，同时也可与脯氨酸一起作为叶片的渗透调节物质（薛腾笑等, 2018; Li et al., 2021）。在本研究中，所有 GABA 种子引发处理的叶片可溶性糖含量和可溶性蛋白质含量均显著高于未引发处理或蒸馏水引发处理，表明 GABA 种子引发处理提高了盐胁迫下辣椒植株的生理活动；T₄和 T₆浓度种子引发处理的叶片脯氨酸含量高于未引发、蒸馏水引发和其他浓度的引发处理，但高浓度（T₈）处理的叶片脯氨酸含量显著低于未引发或蒸馏水引发处理，这与根据生物量衡量出的最佳引发处理浓度一致，同时也表明，较高浓度的 GABA 种子引发处理可能对辣椒植株的生理代谢有不利影响。已有研究表明，GABA 可直接作为渗透保护剂或通过提高渗透调节物质含量维持植株渗透势的稳定（白明月等, 2022）。在培养基中添加 0.5 g·L⁻¹ GABA 可以提高越橘(*Vaccinium corymbosum*)试管苗的可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量，进而缓解玻璃化现象的发生（张换换等, 2021）。GABA 种子引发处理可增加白三叶草(*T. repens* L.)水胁迫下的可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量（Zhou et al., 2021）。叶面喷施 GABA 可促进盐碱胁迫下西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica*)脯氨酸的积累,进而提高对盐胁迫的耐受性(王贺, 2021); GABA 诱导匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)耐盐性提高的同时，促进了可溶性糖和多胺的积累（Li et al., 2020）；但也有研究表明，GABA 种子引发处理降低了水稻(*Oryza sativa*)逆境胁迫下的脯氨酸含量（Sheteiwy et al., 2019）。因此，GABA 种子引发处理能提高辣椒植株渗透调节物质的含量，维持细胞的渗透调节平衡，从而降低盐胁迫对辣椒植株的影响。

活性氧的积累是植物处于盐胁迫时的反应之一，对其的清除能力可反映作物对盐胁迫的耐受性（Abdel et al., 2014）。在本研究中，GABA 种子引发处理后，盐胁迫下辣椒植株叶片的·O₂·含量和 MDA 含量下降，说明植株的氧化胁迫程度轻、细胞膜完整；虽然叶片的 H₂O₂ 含量增加，但 SOD、POD、CAT 和 APX 等抗氧化酶活性增强，对过氧化物和氧自由基进行了及时清除，减轻了氧化应激，提高了辣椒的耐盐性。有研究表明，H₂O₂ 可作为植物细胞的信号分子，参与系统获得抗性 (SAR)和高度敏感抗性 (HR)等诸多生理过程（李师翁等, 2007），因此，GABA 种子引发处理后，也可能通过促进 H₂O₂ 的积累，激活了植物的抗氧化系统，进而提高了辣椒植株对盐胁迫的抗性。此外，GABA 本身也具有清除 ROS 的能力（Deng et al., 2010; Liu et al., 2011）。外施 GABA 可以促进抗氧化酶相关基因的转录（Li et al., 2017; Zhang et al., 2022），

提高水稻、黑胡椒和多年生黑麦草(*Lolium perenne*)中的 SOD、POD、CAT、APX 等酶活性 (Krishnan et al., 2013; Nayyar et al., 2014; Vijayakumari & Puthur, 2016)。GABA 水稻种子引发处理可通过诱导逆境胁迫下的抗氧化酶活性及其基因的转录来控制氧自由基的水平 (Sheteiwy et al., 2019)。

作为末端氧化酶, 抗坏血酸氧化酶可通过催化抗坏血酸氧化生成脱氢抗坏血酸的方式清除活性氧 (李泽琴等, 2013), 同时 ASA 还可作为非酶抗氧化剂来清除氧自由基 (Akashi et al., 2004)。在本研究中, GABA 种子引发处理提高了 APX 酶活性和 ASA 含量, 但其氧化产物 (DHA) 含量并未增加, 说明植株耐盐性的提高可能与该途径无关或 DHA 下游途径参与了活性氧的清除。Li 等 (2016) 研究也表明, 叶片喷施 GABA 可显著提高高温胁迫下匍匐剪股颖叶片中的 ASA 含量和 ASA/DHA 的比值。因此, GABA 种子引发处理可能以类似的机制提高了辣椒植株盐胁迫下的氧自由基清除能力。

逆境下植物光合能力的改变也是反映植物对逆境耐受性的指标之一。非生物胁迫可影响植物的光合性能、叶绿素荧光参数和叶绿素含量 (Brugnoli & Lauteri, 1991; Garg et al., 2002)。本研究中, GABA 种子引发处理可影响盐胁迫下辣椒植株叶片的叶绿素含量, 但仅 T_6 浓度的处理显著高于未引发和蒸馏水引发处理, 而最高浓度的处理 (T_8) 则显著低于其他处理。与本研究结果类似, 叶面喷施 GABA 可增加盐胁迫下西伯利亚白刺的叶绿素含量 (王馨等, 2019)。在叶绿素荧光参数方面, GABA 种子引发处理的植株在盐胁迫下均不低于或优于未引发处理的植株, 说明 GABA 种子引发处理能缓解盐胁迫对辣椒植株光合系统的损伤。有关 GABA 种子引发处理影响植物光合系统的报道还较少, 但已有研究表明, 在浇灌营养液中添加 GABA 可使盐胁迫下番茄幼苗的 Fv/Fm、ETR、 $\Phi PS II$ 和 qP 增加 (罗黄颖, 2011); GABA 引发蚕豆 (*Vicia faba*) 种子后, 增加了盐胁迫下叶片的 Fv/Fm 值, NPQ 值下降, 缓解了盐胁迫对光合作用系统的不利影响 (Shomali et al., 2021)。

盐胁迫会引起植株 Na^+ 的积累和 Na^+/K^+ 的比例失衡 (Flowers & Colmer, 2015), 植物可通过 Na^+ 的选择性吸收或外排来提高耐盐性 (Niu et al., 2018)。本研究表明, 盐胁迫下, 钾离子在辣椒植株的叶片中积累最多, 其次是茎, 根中的钾离子积累较少, 这与正常生长环境中的辣椒植株钾积累状况类似 (伍国强等, 2019)。GABA 种子引发处理后, 根和茎中的 K^+ 含量有所下降, 但对叶片中的 K^+ 含量无显著影响; 对根和茎中 Na^+ 含量无显著影响, 仅高浓度处理 (T_8) 的叶片 Na^+ 含量显著高于未引发处理。尽管有研究表明, 营养液中添加 GABA 能降低番茄植株钠离子通量和含量 (Wu et al., 2020), GABA 种子引发处理能促进白三叶幼苗 Na^+/K^+ 的转运和 Na^+/K^+ 的积累 (Cheng et al., 2018), 但本研究结果表明, GABA 种子引发处理提高辣椒植株的耐盐性可能与 Na^+/K^+ 的选择性吸收或转运无关。

灰色关联法作为综合评价方法被广泛用于作物抗性研究 (高安静等, 2021)。由于 GABA 对植物的生理活动影响比较复杂, 本研究根据灰色关联度法对 GABA 种子引发处理影响辣椒植株耐盐性的机制进行了分析, 结果表明, GABA 引发处理主要通过提高抗氧化酶 POD、CAT 活性和渗透调节物质含量等途径来减缓盐胁迫的伤害。

综上所述, $6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 种子引发处理可有效促进辣椒植株在盐胁迫下的生长, 可作为生产用种子处理方法。GABA 种子引发处理提高辣椒植株耐盐性的作用机制可能包括, 促进了植株的生理代谢, 提高了可溶性糖、可溶性蛋白及渗透调节物质脯氨酸的含量, 增强了植株的抗氧化能力, 降低了活性氧水平和膜脂过氧化损伤, 维持了光合作用系统的正常运行。

参考文献:

- ABDEL LATEF AAH, HE CX, 2014. Does inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants? [J]. J Plant Growth Regul, 33(3): 644-653.
- ABDEL LATEF AAH, MOSTOFA MG, RAHMAN M, et al., 2019. Extracts from yeast and carrot roots enhance maize performance under seawater-induced salt stress by altering physio-biochemical characteristics of stressed plants[J]. J Plant Growth Regul, 38(3): 966-979.
- ADHIKARI B, OLORUNWA OJ, BARICKMAN TC, 2022. Seed priming enhances seed germination and morphological traits of *Lactuca sativa* L. under salt stress[J]. Seeds, 1(2): 74-86.
- AFZAL I, RAUF S, BASRA S, et al., 2008. Halopriming improves vigor, metabolism of reserves and ionic

contents in wheat seedlings under salt stress[J]. Plant Soil Environ, 54(9): 382-388.

- AKASHI K, NISHIMURA N, ISHIDA Y, et al., 2004. Potent hydroxyl radical-scavenging activity of drought-induced type-2 metallothionein in wild watermelon[J]. Biochem Biophys Res Commun, 323(1): 72-78.
- BAI MY, LU SS, XIA XY, 2022. Effects of γ -aminobutyric acid on the growth and related physiological characteristics of *Vaccinium* plantlets in vitro[J]. Plant Physiol J, 58(3): 577-586. [白明月, 吕爽爽, 夏秀英, 2022. γ -氨基丁酸对越橘试管苗生长及相关生理代谢的影响[J]. 植物生理学报, 58(3): 577-586.]
- BAO SD, 2000. Soil Agrochemical Analysis. 3rd ed. [M]. Beijing: China Agricultural Press. [鲍士旦, 2000.土壤农化分析: 第三版[M]. 北京: 中国农业出版社.]
- BHANUPRAKASH K, YOGESHA HS, 2016. Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview[J]. Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops, 103-117.
- BRADFORD MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal Biochem, 72(1/2): 248-254.
- BRUGNOLI E, LAUTERI M, 1991. Effects of Salinity on Stomatal Conductance, Photosynthetic Capacity, and Carbon Isotope Discrimination of Salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and Salt-Sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C₃ Non-Halophytes. [J]. Plant Physiol, 95(2): 628-635.
- CHEN XF, ZHANG RD, XING YF, et al., 2021. The efficacy of different seed priming agents for promoting sorghum germination under salt stress[J]. PLoS ONE, 16(1): e0245505..
- CHENG BZ, LI Z, LIANG LL, et al., 2018. The γ -aminobutyric acid (GABA) alleviates salt stress damage during seeds germination of white clover associated with Na⁺/K⁺ transportation, dehydrins accumulation, and stress-related genes expression in white clover[J]. Int J Mol Sci, 19(9): 2520.
- CUARTERO J, BOLARIN MC, ASINS MJ, et al., 2006. Increasing salt tolerance in the tomato[J]. J Exp Bot, 57(5): 1045-1058.
- DENG Y, XU LJ, ZENG X, et al., 2010. New perspective of GABA as an inhibitor of formation of advanced lipoxidation end-products: it's interaction with malondialdehyde[J]. J Biome Nano, 6(4): 318-324.
- ELBADRI AM, BATOOL M, WANG CY, et al., 2021. Selenium and zinc oxide nanoparticles modulate the molecular and morpho-physiological processes during seed germination of Brassica napus under salt stress[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 225: 112695.
- FLOWERS TJ, COLMER TD, 2015. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes [J]. Ann Bot, 115(3):327-331.
- GAMMOUDI N, KARMOUS I, ZERRIA K, et al., 2020. Efficiency of pepper seed invigoration through hydrogen peroxide priming to improve in vitro salt and drought stress tolerance[J]. Hortic Environ Biotechnol, 61(4): 703-714.
- GAO AJ, LIU TT, ZHOU ML, et al., 2021. Effects of exogenous melatonin on growth and physiological characteristics of tartary buckwheat seedlings under drought stress[J]. J S Agric, 52 (11): 3003-3012. [高安静, 刘婷婷, 周美亮, 等, 2021. 外源褪黑素对干旱胁迫下苦荞幼苗生长及生理特性的影响[J]. 南方农业学报, 52 (11): 3003-3012.]
- GARG AK, KIM JK, OWENS TG, et al., 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 99(25): 15898-15903.
- HU HR, DU L, ZHANG RH, et al., 2022. Research progress in the adaptation of hot pepper(*Capsicum annuum* L.) to abiotic stress[J]. Biotechnology Bulletin, 38(12):1-15. [胡华冉, 杜磊, 张芮豪, 等, 2022. 辣椒适应非生物胁迫的研究进展[J]. 生物技术通报, 38(12):1-15.]
- JIA Y, ZHAO HW, WANG JG, et al., 2014. Research Progress on γ -aminobutyric acid metabolism and function of crops under stress[J]. Crops, (5): 9-15. [贾琰, 赵宏伟, 王敬国, 等, 2014. 逆境胁迫下作物中 γ -氨基丁酸代谢及作用的研究进展[J]. 作物杂志, (5): 9-15.]
- KASPAL M, KANAPADDALAGAMAGE MH, RAMESH SA, 2021. Emerging Roles of γ -Aminobutyric Acid (GABA) Gated Channels in Plant Stress Tolerance[J]. Plants, 10(10): 2178.

- KORKMAZ A, KORKMAZ Y, 2009. Promotion by 5-aminolevulinic acid of pepper seed germination and seedling emergence under low-temperature stress[J]. *Sci Hort-Amsterdam*, 119(2): 98-102.
- KRISHNAN S, LASKOWSKI K, SHUKLA V, et al., 2013. Mitigation of drought stress damage by exogenous application of a non-protein amino acid γ -aminobutyric acid on perennial ryegrass[J]. *J Amer Soc Hortic Sci*, 138(5): 358-366.
- LI H, TANG X, YANG X, et al., 2021. Comprehensive transcriptome and metabolome profiling reveal metabolic mechanisms of *Nitraria sibirica* Pall. to salt stress[J]. *Sci Reports*, 11(1): 1-19.
- LI HS, 2012. *Modern Plant Physiology*. 3rd ed. [M]. Beijing: Higher Education Press. [李合生, 2012. 现代植物生理学 第3版[M]. 北京: 高等教育出版社.]
- LI J, XU JG, LIN C, et al., 2016. Effect of priming on germination and physiological characteristics of different types of corn seeds under low-temperature stress[J]. *Plant Physiol J*, 52(2): 157-166. [李洁, 徐军桂, 林程, 等, 2016. 引发对低温胁迫下不同类型玉米种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 52(2): 157-166.]
- LI MF, GUO SJ, YANG XH, et al., 2016. Exogenous gamma-aminobutyric acid increases salt tolerance of wheat by improving photosynthesis and enhancing activities of antioxidant enzymes[J]. *Biol Plant*, 60(1): 123-131.
- LI SW, XUE LG, FENG HY, et al., 2007. Hydrogen Peroxide Signaling and Its Biological Importance in Plants[J]. *Chin J Biochem Mol Biol*, 23(10): 804-810. [李师翁, 薛林贵, 冯虎元, 等, 2007. 植物中的 H_2O_2 信号及其功能[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 23(10): 804-810.]
- LI Y, FAN Y, MA Y, et al., 2017. Effects of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on photosynthesis and antioxidant system in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings under low light stress[J]. *Plant Growth Regul*, 36: 1-14.
- LI Z, YU JJ, PENG Y, et al., 2016. Metabolic pathways regulated by γ -aminobutyric acid (GABA) contributing to heat tolerance in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*)[J]. *Scientific Reports*, 6(1): 1-16.
- LI Z, CHENG B, PENG Y, et al., 2020. Adaptability to abiotic stress regulated by γ -aminobutyric acid in relation to alterations of endogenous polyamines and organic metabolites in creeping bentgrass[J]. *Plant Physiol Biochem*, 157: 185-194.
- LI ZQ, LI JX, ZHANG GF, 2013. Expression regulation of plant ascorbate peroxidase and its tolerance to abiotic stresses[J]. *HEREDITAS*, 35(1): 45-54. [李泽琴, 李静晓, 张根发, 2013. 植物抗坏血酸过氧化物酶的表达调控以及对非生物胁迫的耐受作用[J]. 遗传, 35(1): 45-54.]
- LIU CL, ZHAO L, YU GH, 2011. The dominant glutamic acid metabolic flux to produce γ -amino butyric acid over proline in *Nicotiana tabacum* leaves under water stress relates to its significant role in antioxidant activity[J]. *J Integr Plant Biol*, 53(8): 608-618.
- LUO HY, 2011. Effects of three kinds of exogenous substances on reactive oxygen species metabolism and chlorophyll II fluorescence in tomato seedlings under NaCl stress[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei. [罗黄颖, 2011. 三种外源物质对盐胁迫下番茄活性氧代谢及叶绿素荧光的影响[D]. 保定: 河北农业大学.]
- LUO HY, GAO HB, XIA QP, et al., 2011. Effects of exogenous GABA on reactive oxygen species metabolism and chlorophyll fluorescence parameters in tomato under NaCl stress[J]. *Sci Agric Sin*, 44(4): 753-761. [罗黄颖, 高洪波, 夏庆平, 等, 2011. γ -氨基丁酸对盐胁迫下番茄活性氧代谢及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国农业科学, 44(4): 753-761.]
- MARGARETE B, ANDRAS B, ANDREAS P, et al., 2019. Preparing plants for improved cold tolerance by priming[J]. *Plant Cell Environ*, 42(3): 782-800.
- MIGAHD MM, ELGHOBASHY RM, BIDA LM, et al., 2019. Priming of *Silybum marianum* (L.) Gaertn seeds with H_2O_2 and magnetic field ameliorates seawater stress[J]. *Heliyon*, 5(6): e01886.
- NAKANO Y, ASADA K, 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell Physiol*, 22(5): 867-880.

- NAYYAR H, KAUR R, KAUR S, et al., 2014. γ -Aminobutyric acid (GABA) imparts partial protection from heat stress injury to rice seedlings by improving leaf turgor and upregulating osmoprotectants and antioxidants[J]. J Plant Growth Regul, 33(2): 408-419.
- NETO ADDA, PRISCO JT, ENÉAS-FILHO J, et al., 2005. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes[J]. Environ Exp Bot, 56(1): 87-94.
- NIU ML, HUANG Y, SUN ST, et al., 2018. Root respiratory burst oxidase homologue-dependent H_2O_2 production confers salt tolerance on a grafted cucumber by controlling Na^+ exclusion and stomatal closure[J]. J Exp Bot, 69(14): 3465-3476.
- NOUMAN W, BASRA SMA, YASMEEN A, et al., 2014. Seed priming improves the emergence potential, growth and antioxidant system of *Moringa oleifera* under saline conditions[J]. Plant Growth Regul, 73(3): 267-278.
- RAMESH SA, TYERMAN SD, GILLIHAM M, et al., 2017. γ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants[J]. Cell Mol Life Sci, 74(9): 1577-1603.
- RINEZ I, GHEZAL N, RINEZ A, et al., 2018. Improving salt tolerance in pepper by bio-priming with *Padina pavonica* and *Jania rubens* aqueous extracts[J]. Int J Agric Biol, 20(3): 513-523.
- SHABALA L, ZHANG JY, POTTOSIN I, et al., 2016. Cell-type-specific H^+ -ATPase activity in root tissues enables K^+ retention and mediates acclimation of barley (*Hordeum vulgare*) to salinity stress[J]. Plant Physiol, 172(4): 2445-2458.
- SHETEIWY MS, SHAO H, QI W, et al., 2019. GABA-alleviated oxidative injury induced by salinity, osmotic stress and their combination by regulating cellular and molecular signals in rice[J]. Int J Mol Sci, 20(22): 5709.
- SHOMALI A, ALINIAEIFARD S, DIDARAN F, et al., 2021. Synergistic effects of melatonin and gamma-aminobutyric acid on protection of photosynthesis system in response to multiple abiotic stressors[J]. Cells, 10(7): 1631.
- SOLICHATUN S, PUTRI TA, MUDYANTINI W, et al., 2022. Effect of seed priming using KCL on the growth and proline accumulation of paprika (*Capsicum annuum*) growing at different water availability[J]. Asian J Trop Biotechnol, 19(1): 1-6.
- VIJAYAKUMARI K, PUTHUR JT, 2016. γ -Aminobutyric acid (GABA) priming enhances the osmotic stress tolerance in *Piper nigrum* Linn. plants subjected to PEG-induced stress[J]. Plant Growth Regul, 78(1): 57-67.
- WAKIYAMA Y, 2016. The Relationship between SPAD Values and Leaf Blade Chlorophyll Content throughout the Rice Development Cycle[J]. Jpn Agric Res Q JARQ, 50, 329-334.
- WANG CY, FAN LQ, GAO HB, et al., 2014. Polyamine biosynthesis and degradation are modulated by exogenous gamma-aminobutyric acid in root-zone hypoxia-stressed melon roots[J]. Plant Physiol Biochem, 82: 17-26.
- WANG H, 2021. Regulatory effects of exogenous GABA on polyamines and proline metabolisms, and GABA shunt in *Nitraria sibirica* Pall. under salt stress[D]. Harbin:Northeast Agricultural University. [王贺, 2021. 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺多胺、脯氨酸代谢和 GABA 支路的调控作用[D]. 哈尔滨: 东北农业大学.]
- WANG X, YAN YQ, YIN Y, et al., 2019. Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on photosynthetic characteristics of *Nitraria sibirica* pall under salt stress[J]. Jiangsu J Agric Sci, 35(5): 1032-1039. [王馨, 闫永庆, 殷媛, 等, 2019. 外源 γ -氨基丁酸(GABA)对盐胁迫下西伯利亚白刺光合特性的影响[J]. 江苏农业学报, 35(5): 1032-1039.]
- WANG YC, 2016. Mechanism of aminobutyric acid (GABA) regulating maize seed germination and seedling growth under salt stress[D]. Harbin: Northeast Agricultural University. [王泳超, 2016. γ -氨基丁酸(GABA)调控盐胁迫下玉米种子萌发和幼苗生长的机制[D]. 哈尔滨: 东北农业大学.]

- WU GQ, LI H, LEI CR, et al., 2019. Effects of additional KCl on growth and physiological characteristics of sainfoin (*Onobrychis viciaefolia*) under high salt stress[J]. Acta Pratacult Sin, 28(6):45-55. [伍国强, 李辉, 雷彩荣, 等, 2019. 添加 KCl 对高盐胁迫下红豆草生长及生理特性的影响[J]. 草业学报, 28(6):45-55.]
- WU LY, Li M, YAO DW, 2017. Effects of seed priming on seed germination and emergence of pepper and eggplant at different temperature[J]. Acta Agric Shanghai, 33(3): 37–40. [吴凌云, 李明, 姚东伟, 2017. 种子引发对辣椒和茄子种子在不同温度下萌发和出苗的影响[J]. 上海农业学报, 33(3): 37-40.]
- WU XL, JIA QY, JI SX, et al., 2020. Gamma-aminobutyric acid (GABA) alleviates salt damage in tomato by modulating Na⁺ uptake, the GAD gene, amino acid synthesis and reactive oxygen species metabolism[J]. BMC Plant Biol, 20(1): 1-21.
- XUE TX, REN ZB, REN SF, 2018. Impacts of NaCl stress on physiological characteristics of Forsythia intermedia[J]. Jiangsu Agric Sci, 46(11): 104-108. [薛腾笑, 任子蓓, 任士福, 2018. NaCl 胁迫对美国金钟连翘生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 46(11): 104-108.]
- YANG JS, YAO RJ, WANG XP, et al., 2022. Research on salt-affected soils in China: history, status Quo and prospect[J]. Acta Pedol Sin, 59(1):10–27. [杨劲松, 姚荣江, 王相平, 等, 2022. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望[J]. 土壤学报, 59(1): 10-27.]
- YANG YL, LU LR, Li J, et al., 2018. Comparison of ascorbic acid-glutathione cycle in two wheat seedlings under salt stress[J]. Journal of Northwest Normal University (Nat Sci Ed), 54 (3): 65-70. [杨颖丽, 吕丽荣, 李晶, 等, 2018. 盐胁迫下 2 种小麦幼苗抗坏血酸-谷胱甘肽循环的比较[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 54(3): 65-70.]
- ZAFAR S, PERVEEN S, KAMRAN K M, et al., 2022. Effect of zinc nanoparticles seed priming and foliar application on the growth and physio-biochemical indices of spinach (*Spinacia oleracea* L.) under salt stress[J]. PLoS ONE, 17(2): e0263194.
- ZHANG HH, BAI MY, XIA XY, 2021. Effect of γ -aminobutyric acid on growth and physiological metabolism of Vaccinium corymbosum plantlets *in vitro* under hyperhydricity stress[J]. Plant Physiol J, 57 (3): 623–631. [张换换, 白明月, 夏秀英, 2021. γ -氨基丁酸对玻璃化胁迫下越橘试管苗生长与生理代谢的影响[J]. 植物生理学报, 57(3): 623-631.]
- ZHANG HL, CHEN YY, YANG LX, et al., 2020. Regulation of γ -aminobutyric acid on plant growth and development and stress resistance[J]. Plant Physiol J, 56(4): 600-612. [张海龙, 陈迎迎, 杨立新, 等, 2020. γ -氨基丁酸对植物生长发育和抗逆性的调节作用[J]. 植物生理学报, 56(4): 600-612.]
- ZHANG MR, LIU ZY, FAN YT, et al., 2022. Characterization of GABA-transaminase gene from mulberry (*Morus multicaulis*) and its role in salt stress tolerance[J]. Genes, 13(3): 501.
- ZHOU M, HASSAN MJ, PENG Y, et al., 2021. γ -Aminobutyric Acid (GABA) Priming Improves Seed Germination and Seedling Stress Tolerance Associated With Enhanced Antioxidant Metabolism, *DREB* Expression, and Dehydrin Accumulation in White Clover Under Water Stress [J]. Front Plant Sci, 12: 776939.
- ZOU XX, MA YQ, DAI XZ, et al., 2020. Spread and industry development of pepper in China [J]. Acta Hortic Sin, 47(9): 1715-1726. [邹学校, 马艳青, 戴雄泽, 等, 2020. 辣椒在中国的传播与产业发展[J]. 园艺学报, 47(9): 1715-1726.]